Extrait des *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*
Tome 103, 1973, fasc. 1, pp. 119 à 133

(*Communication présentée le 28 octobre 1972.*)

LA NOTION DE NICHE ÉCOLOGIQUE ET DE NIVEAUX ÉCOLOGIQUES HIÉRARCHISÉS CHEZ LES ARTHROPODES ÉDAPHIQUES

par P. Cassagnau
Université Paul Sabatier, Toulouse

Introduit dans le vocabulaire écologique dès le début du siècle, et tout d'abord plus ou moins synonyme d'habitat, le terme de « niche » est de plus en plus utilisé de nos jours mais souvent dans des acceptions assez différentes les unes des autres. Nous l'emploierons ici dans le sens d'Odum (1971) sous les trois aspects développés par cet auteur, à savoir « niche spatiale », « niche trophique » et « niche multidimensionnelle ». Nous pouvons donc définir la niche écologique comme le lieu idéal de rencontre des exigences biologiques et physiologiques intrinsèques de l'organisme et des caractéristiques physicochimiques de l'environnement correspondant à l'optimum écologique de l'espèce, concrétisées la plupart du temps par les objets qui servent d'habitat à celle-ci. Ainsi pourront être mieux comprises sa position dans l'espace, au sein du biotope, et sa position vis à vis des autres membres de la biocénose, autrement dit sa place réelle dans l'écosystème.

La spécialisation écologique des Arthropodes vivant dans le sol et ses annexes (litière, mousses, nids ...) est un des traits les plus intéressants de leur biologie et ce n'est pas un hasard si Odum dans son traité prend pour concrétiser sa pensée un exemple relatif aux Diplopodes des sous-bois.

Toutefois l'étude écologique précise de la pédofaune arthropodienne nous montre que bien souvent les choses ne sont pas aussi simples qu'une schématisation rapide pourrait nous le laisser croire. La mise en évidence de la niche écologique d'une espèce demande une analyse de ses trois facettes citées plus haut.

D'autre part, le pédozoologiste ne doit pas perdre de vue trois points essentiels qui caractérisent son matériel :

1. — La petite taille des espèces du milieu interstitiel édaphique et la petite taille des objets constituant l'environnement immédiat de celles-ci par rapport à la taille des macroécosystèmes, des biomes, sur lesquels vont agir les conditions climatiques.

2. — La possibilité pour l'organisme de changer complètement d'habitat par des migrations très limitées (quelques cm à quelques m).

3. — La possibilité de voir les exigences biologiques et physiologiques d'une même espèce se modifier au cours du cycle de vie. Tout se passe comme si, pour reprendre une image d'Odum, l'espèce était capable de changer d'« adresse », mais aussi, beaucoup plus rarement il est vrai, de changer de « profession », ou des deux à la fois. Les recherches que nous poursuivons sur les Collemboles édaphiques depuis une vingtaine d'années nous ont amené à nous pencher sur l'importance respective des composantes de la niche écologique de ce groupe, mais des indices nombreux nous permettent de penser que les remarques qui découlent de nos observations peuvent être étendues à l'ensemble des microarthropodes édaphiques.

I

Les types extrêmes sont faciles à mettre en évidence, de la niche la plus vaste des organismes expansifs et eurytopes, à la niche la plus étroite des formes ultaspécialisées.

Dans le premier type nous citerons par exemple *Pseudisotoma monochaeta* dans les Pyrénées ; le régime alimentaire largement détritivore et des exigences écoclimatiques très peu prononcées, alliées à un pouvoir de reproduction considérable, lui permettent de peupler à peu près tous les types d'habitats y compris ceux où les conditions écologiques trop rigoureuses éliminent la plupart des autres espèces (cf. la synusie 16 dans le massif du Néouvielle in Cassagnau 1961).

A l'opposé, les rares espèces prédatrices et à exigences hygrothermiques très précises sont confinées à des niches correspondant dans la nature à des types de microhabitat très limités : *Cephalotoma grandiceps* dans les humus gorgés d'eau des régions arctiques et subarctiques (CASSAGNAU 1972a) ou bien *Friesea montana* et *Friesea tourratensis* dans les mousses gelées des parois froides entre 2600 et 3000 m d'altitude dans les Pyrénées, en sont deux bons exemples. Mais tous les intermédiaires ont leur place dans l'éventail écologique très largement ouvert qui caractérise les microarthropodes du sol. En fait, un régime alimentaire broyeur très peu spécialisé se rencontre chez la plupart des Collemboles et c'est au niveau de la niche multidimensionnelle (dans le sens de HUTCHINSON) que vont apparaître les modulations les plus nettes. Toutefois le comportement alimentaire prend une place prépondérante dans la distribution spatiale des Collemboles *Neanuridae*. L'étude de quelques cas concrets nous permettra de mieux saisir la complexité des problèmes ; à cet égard les migrations de certaines espèces d'objet à objet

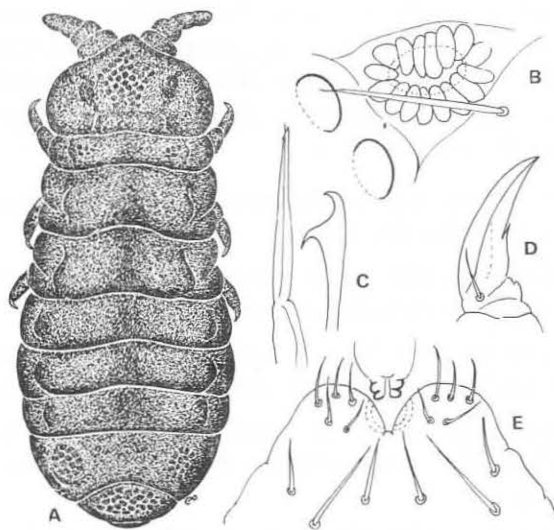


Fig. 1. — *Protachorutes pyrenaeus* Cassagnau, Collembole *Neanuridae* hémiédaphique à pièces buccales réduites : D, habitus de l'adulte (2,5 à 3 mm), B, deux cornéules et organe postantennaire ; C, pièces buccales (capitulum maxillaire à g., mandibule à d.) ; T, griffe ; E, furca vestigiale.

au cours de leur cycle peuvent nous être d'un précieux secours pour comprendre leur écologie.

Les migrations périodiques :

— *Protachorutes pyrenaeus* (cf. fig.) appartient à la famille des *Neanuridae*, tribu des *Pseudachorutini* ; le genre *Protachorutes* est un genre endémique des Pyrénées dont l'aire s'étend des forêts de l'Ariège au Pays basque, entre 1000 et 2600 m d'altitude. Comme tous les représentants de la tribu il possède des pièces buccales étirées en stylets qui lui interdisent un régime broyeur. Il suce la pellicule d'eau recouvrant le substrat sur lequel il vit et semble se nourrir des microorganismes contenus dans celle-ci, vraisemblablement par digestion extra-orale si l'on se base sur l'hypertrophie des glandes salivaires dont les noyaux géants montrent un début de polyténisation. C'est donc un animal très hygrophile. Dans les étages montagnard et subalpin de la vallée d'Aure, il vit en forêt de 1300 à 1900 m d'altitude surtout en ombrée (hêtraie-sapinière et Rhodopineraie). L'observation de son comportement dans la nature nous montre qu'il se rencontre dans des habitats apparemment très variés mais dont le point commun dominant s'explique par l'éthologie alimentaire de l'animal : présence d'eau liquide au moins sous forme d'eau de condensation :

— à la fonte des neiges, à la surface des plans d'eau temporaires dus à la fusion des névés.

— en période humide où le sol est gorgé, dans la litière de surface et dans les mousses de surface.

— en phase de ressuyage du substrat, contre les morceaux de bois tombés à terre, dans les interstices des mousses.

— en période de sécheresse, dans l'humus profond, sous les pierres, à l'intérieur des morceaux de bois ayant conservé un peu d'humidité.

— une période de brouillard dense suffit à le faire remonter en surface où on le trouve se déplaçant à la face supérieure des bois tombés à terre. Sa spécialisation trophique lui impose de suivre les fluctuations de l'eau pelliculaire dans des limites ther-

miques ne dépassant pas 15 à 16° comme maximum pendant la belle saison.

Hors du domaine forestier, il se cantonne dans les mousses froides ou dans les nids de campagnols des neiges gorgés d'eau, au niveau de la lande et de la prairie subalpine ou alpine. Ces conditions d'humidité étant remplies, il sera à même de peupler des objets très divers et de passer de l'un à l'autre pour rester justement dans les limites exigées par la facette dominante de sa niche écologique, la facette trophique.

La plupart des *Pseudachorutini* des humus frais de sous-bois ont le même type de niche écologique que le *Protachorutes*, en particulier les espèces vicariantes comme *Pseudachorutes palmiensis* en plaine ou en basse montagne, *Pseudachorutes subabdominalis* des hêtraies cantabriques, *Pseudachorutes dubius* des hêtraies balkano-grecques. Les *Neanurini* dans leur ensemble, d'ailleurs, quel que soit l'habitat considéré, montrent un comportement analogue en rapport avec l'extrême réduction des pièces buccales (et aussi une hygrophilie générale incontestable).

Nous avons déjà signalé les migrations de *Bilobella grassei* dans la région toulousaine au printemps (CASSAGNAU 1971) : Des couches superficielles imbibées d'eau en automne et en hiver, les animaux gagnent les couches profonds du sol lors de sa dessication grâce aux galeries des vers de terre. Ce processus semble fréquent chez les *Bilobella* de la région méditerranéenne (*Bilobella aurantiaca*, *matsakisi*) qui disparaissent de la surface pendant l'été.

— Les migrations d'*Anurophorus laricis*, espèce détritivore broyeuse, ont un déterminisme très différent. L'apparente variété des habitats de cette espèce n'est pas en contradiction avec une niche multidimensionnelle précise. *Anurophorus laricis* se rencontre dans la région toulousaine sous les écorces de platane, en forêts dans les mousses sur arbres, dans la Montagne Noire dans les mousses sur arbres du versant atlantique, dans le plateau du Sidobre dans les mousses sur les rochers en prairies, dans les Pyrénées centrales dans les mousses sur rochers. En Europe du Nord (Laponie, Russie), cette espèce se rencontre en été dans la litière et les annexes édaphiques de la forêt de rési-

neux en compagnie de *Xenylla brevicauda*, *Friesea mirabilis*, *Entomobrya marginata*, AGRELL 1942). Des observations faites en Lituanie (GRINBERGS 1960) montrent une migration générale sur les troncs d'arbres et les mousses sur les arbres en hiver et en automne, et des migrations sporadiques en rapport avec les précipitations en Juin et Juillet. La présence de cette espèce xérophile au niveau de la litière est assez paradoxale mais peut s'expliquer par la pauvreté de la faune humicole post-glaciaire des régions arctiques, la présence de places vides permettant un peuplement secondaire « venu du haut » toutes les fois que l'imbibition du biotope ne dépassera pas les limites vitales des espèces, c'est-à-dire essentiellement en été pendant la période de reproduction, ce qui explique aussi la localisation des immatures dans les biotopes édaphiques.

Le problème des espèces écomorphiques :

Il n'est pas dans notre intention de nous étendre ici sur le phénomène des écomorphoses et renverrons le lecteur à une mise au point récente des problèmes qu'il soulève (CASSAGNAU 1972b). Rappelons simplement que des espèces dont le développement se fait pendant l'hiver ou dans des biotopes froids, espèces appartenant aux familles des *Hypogastruridae* et des *Isotomidae*, peuvent pénétrer dans des zones climatiques (région méditerranéenne en particulier) où l'apparition d'une saison chaude et sèche interdit le maintien des colonies dans les biotopes de surface. La réaction adaptive qui s'ensuit, liée vraisemblablement à un brusque déséquilibre endocrinien, va retentir sur le métabolisme, le comportement et même la morphologie de l'organisme (d'où le terme d'*écomorphose* que nous avions forgé en 1955 pour désigner ce phénomène) et permettre à celui-ci de passer la phase défavorable en vie ralentie en profondeur (forme B et C) pour reprendre son activité dès l'automne sous la forme normale (forme A). On peut dire que chez les espèces écomorphiques l'apparition du phénomène lui-même va entrainer un renversement dans les caractéristiques de la niche écologique sous ses trois aspects.

— niche trophique : le régime détritivore broyeur du stade A

fait place à une phase de jeûne prolongé pendant 4 à 5 mois avec le plus souvent atrophie des pièces buccales et du mésentéron chez la forme B (ou C quand elle existe).

— niche spatiale : les espèces des litières et humus de surface voire même subépigées, sous la forme A (en particulier les *Hypogastrura* atmophiles qui montent sur les murs ou sur les arbres par temps de brouillard), vont se localiser sous les formes B et C aux horizons profonds, échappant par là même à leurs principaux prédateurs.

— niche multidimensionnelle : la crise métabolique va permettre à ces espèces des biotopes aérés froids et humides de subsister dans des microhabitats de profondeur, à faible tension d'oxygène, relativement secs et chauds, ce qui constitue évidemment l'essentiel du processus adaptatif remarquablement efficace dans les conditions incompatibles au maintien d'une phase active. La niche écologique typique ne pourra garder ses caractéristiques propres tout au long de l'année que dans des biotopes représentant d'une façon continue l'optimum écologique de l'espèce : région nordique, milieu de montagne, grottes et cavités souterraines ...

On voit par là même le danger qu'il y a dans bien des cas à considérer en un instant donné le substrat concrêt de l'espèce, aussi petit soit-il, comme la visualisation réelle de sa niche écologique même si ce substrat à cet instant là semble offrir les conditions de vie optimale. Il faut manier avec une grande prudence certaines classifications de milieux des plus classiques (humicoles, muscicoles, corticicoles, endogés, cavernicoles ...) et surtout ne pas ériger à priori de barrières entre les divers composants du milieu édaphique au sens large, l'animal ignorant bien entendu les critères retenus en vue de ces coupures.

La difficulté à faire cadrer nos classifications avec la réalité observée sur le terrain a toujours été ressentie par les écologistes édaphiques. Il suffit pour s'en convaincre de lire ce qu'écrit Gisin en 1947, en introduction à son travail sur les Aptérygotes du Parc National Suisse : « Cette première contribution traite des Aptérygotes à pigment et à ocelles nuls ou très réduits. C'est une forme biologique précise que je continue d'appeler « euéda-

phique ». J'ai préféré ce terme à « endogé », qui désigne la faune d'un certain habitat (du sol, par opposition aux cavernicoles : JEANNEL 1926, 1942). — A ce propos, mes « hémiédaphiques » correspondent à peu près aux « muscicoles » (JEANNEL), avec la même différence de définition (basée sur la forme biologique et non pas sur l'habitat). Je n'oserais d'ailleurs appeler « muscicoles », les Collemboles hémiédaphiques des feuilles mortes de la forêt ou même du sol superficiel des prairies ».

L'origine des Hypogastruridae cavernicoles :

Il apparaît donc qu'une même espèce peut changer d'habitat, passer d'un type d'objet à un autre, pour se maintenir dans les limites de sa niche écologique. D'autre part un même habitat peut bien entendu représenter la zone de recouvrement de plusieurs niches écologiques apparemment très proches, mais souvent liées à des facteurs différents. Le peuplement des grottes par les Collemboles *Hypogastruridae* issus des milieux édaphiques nous donne une image très schématique de ces deux processus.

Le terme de cavernicole s'est longtemps appliqué à tout organisme rencontré dans le domaine souterrain de type karstique. On s'est vite aperçu que les animaux rencontrés sous terre n'y étaient pas tous pour les mêmes raisons, ce qui a entrainé la formation des termes aujourd'hui classiques de trogloxènes, troglophiles, troglobies. La microfaune cavernicole dans la première moitié du XXe siècle a été en fait mieux étudiée à certains égards que la faune édaphique. Il en a résulté que les Collemboles Hypogastruridae non connus en surface ont été classés d'emblée dans la catégorie des troglobies. Or au fur et à mesure que progressent nos connaissances des formes édaphiques des milieux froids, il s'avère qu'à part peut-être les espèces réunies dans le genre *Typhlogastrura*, que l'on peut qualifier de troglobies, tous les représentants de la lignée hypogastrurienne au sens strict (par opposition à la lignée xényllienne, *Acherontiella*, *Acherontides*, que nous laisserons ici de côté) sont des trogloxènes ou des troglophiles. Ce sont ces derniers qui retiendront notre attention.

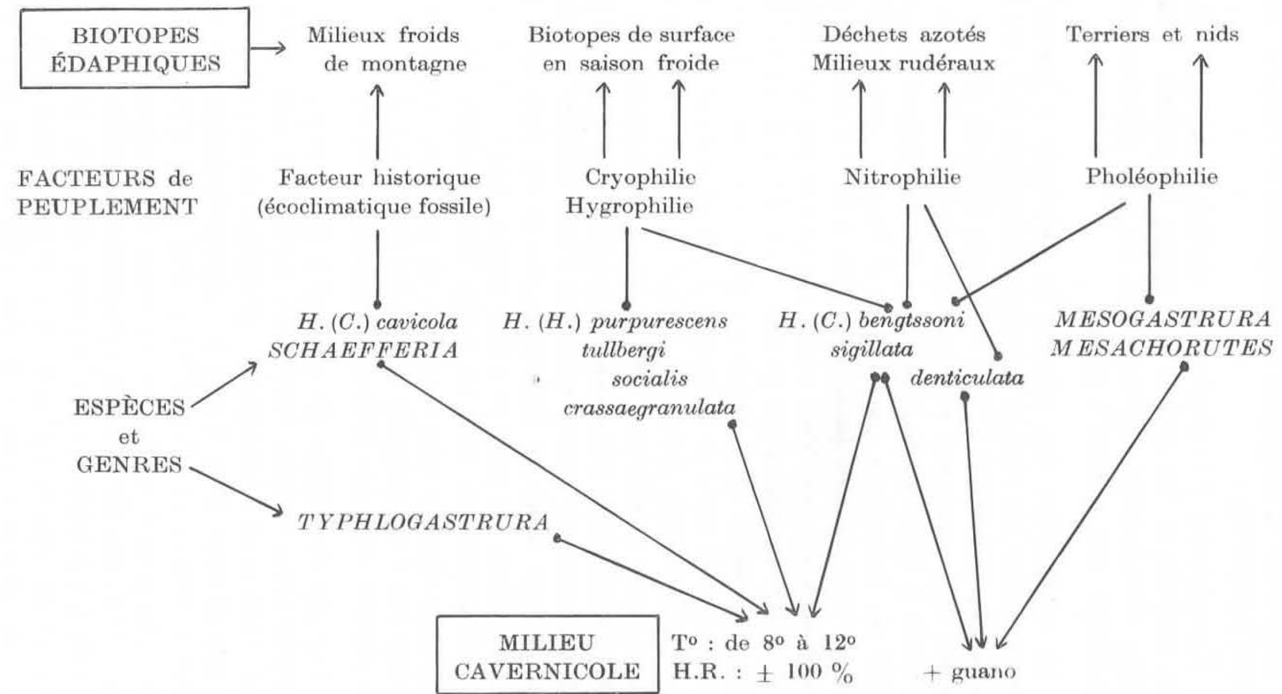
On rencontre très fréquemment dans les grottes européennes, les *Hypogastruridae* suivants :

— *Hypogastrura* (*Hypogastrura*) *purpurescens*, *tullbergi*, *socialis*, *crassaegranulata*.

— *Hypogastrura* (*Ceratophysella*) *sigillata*, *bengtssoni*, *denticulata*, *cavicola*, et les espèces des genres *Schaefferia*, *Typhlogastrura*, *Mesogastrura*, *Mesachorutes*, les deux derniers genres étant limités aux grottes à guano.

a) La prospection des milieux de montagne a permis de retrouver toutes les espèces du genre *Schaefferia* dans les biotopes froids, mousses et humus de l'étage alpin en général. Les exemples sont nombreux : *Schaefferia sexoculata* des Alpes est cavernicole à basse altitude et vit dans les mousses au-dessus de 2300 m ; *Schaefferia emucronata* est l'espèce caractéristique des peuplements cryophiles entre 2300 et 3000 m d'altitude dans les Pyrénées centrales. Nous avons récemment retrouvé *Schaefferia lindbergi* décrite d'une grotte du nord du Portugal, dans la zone des névés (aux alentours de 2000 m) des « Picos de Europa » dans le nord de l'Espagne. *Ceratophysella cavicola* présente le même type d'écologie (STREBEL 1965). Ces éléments que nous avons qualifiés en 1961 de troglo-montagnards ont dû, lors du réchauffement xérothermique postglaciaire, pénétrer dans le milieu cavernicole pour y retrouver à base altitude l'optimum thermique que seuls les milieux alpins froids pouvaient leur offrir en surface. On peut peut-être ranger dans cette catégorie les *Typhlogastrura* ou tout au moins leurs ancêtres. Bien que plus évolués dans le sens troglobie, ils semblent cependant se rattacher aux *Ceratophysella* cryophiles de l'étage alpin comme *Ceratophysella recta* des Pyrénées (CASSAGNAU 1961).

b) Les espèces comme *Hypogastrura purpurescens*, *tullbergi*, *crassaegranulata*, *socialis*, *bengtssoni*, *sigillata* ne sont pas limitées en surface aux biotopes de montagne et se retrouvent à très basse altitude. Dans le sud de l'Europe toutefois elles apparaissent comme des espèces d'hiver, leur phase d'expansion et leur développement se faisant au cours de la saison froide et humide. Certaines d'entre elles (*purpurescens*, *tullbergi*, *crassaegranulata*, *bengtssoni*) peuvent persister durant la période défavorable (printemps et été) grâce aux écomorphoses citées plus haut. Leur présence dans les grottes souligne leur hygrophilie,


BIOTOPES ÉDAPHIQUES
Milieux froids de montagne
Biotopes de surface en saison froide
Déchets azotés Milieux rudéraux
Terriers et nids
FACTEURS de PEUPLEMENT
Facteur historique (écoclimatique fossile)
Cryophilie Hygrophilie
Nitrophilie
Pholéophilie
H. (C.) cavicola
SCHAEFFERIA
H. (H.) purpurescens
tullbergi
socialis
crassaegranulata
H. (C.) bengtssoni
sigillata
denticulata
MESOGASTRURA
MESACHORUTES
ESPÈCES et GENRES
TYPHLOGASTRURA
MILIEU CAVERNICOLE
T° : de 8° à 12°
H.R. : ± 100 %
+ guano

mais elles possèdent un pouvoir d'adaptation beaucoup plus développé que les espèces de la catégorie précédente, pouvoir d'adaptation qui va de pair avec une fécondité très élevée.

Ceratophysella bengtssoni et *sigillata* doivent être mises un peu à part car apparaît avec elles une nette tendance à la nitrophilie (alentours des habitations humaines, poulaillers, clapiers, fumiers, milieux rudéraux variés). Dans les Alpes, *bengtssoni* et *sigillata* sont très nettement pholéophiles, vivant soit dans les terriers de marmottes, soit même dans des nids de choucas.

c) *Ceratophysella denticulata* fait partie du cortège accompagnant l'homme dans toutes ses migrations. On peut peut-être lui décerner le titre de Collembole le plus rudéral d'Europe. Cosmopolite et assez indifférente aux facteurs écoclimatiques, cette espèce pullule sur toute matière organique en décomposition. Sa présence sur le guano n'est qu'un aspect particulier de sa nitrophilie.

d) Les genres *Mesogastrura* et *Mesachorutes* sont eux strictement pholéophiles et guanobies, sauf *Mesogastrura lybica*, forme de transition peuplant, en plus du guano, des milieux rudéraux frais et humides. C'est à cette catégorie que doivent se rattacher les Hypogastruriens de la lignée xenyllienne (*Acherontiella* et *Acherontides*). Le tableau ci-contre résumera les divers aspects des niches écologiques des Hypogastruriens cavernicoles d'Europe.

II

La niche écologique d'une espèce va lui imposer au sein du milieu édaphique un ou plusieurs microhabitats de dimensions restreintes (quelques mm^3 à quelques cm^3) correspondant à des objets ou portions d'objets qui ne sont eux-mêmes que des parties d'objets écologiques plus vastes à caractéristiques physico-chimiques propres. Il est aisé de comprendre que du brin de mousse au biome généralisé nombreux sont les niveaux intermédiaires, tant pour le support matériel que pour les facteurs chimiques ou climatiques qui le marquent de leur empreinte. Tout se passe comme si les biotopes étaient emboités les uns

dans les autres, l'enveloppe la plus large étant bien entendu la biosphère elle-même. Les caractéristiques physico-chimiques de niveau n ont parfois leur originalité propre, mais sont directement sous la dépendance des caractéristiques physico-chimiques du niveau $n + 1$. L'écoclimat direct ressenti par un organisme édaphique sera lié avant tout à l'histoire hygrothermique des mm^3 d'atmosphère dans lequel il vit, celle-ci pouvant être le reflet miniaturisé de l'histoire hygrothermique de régions vastes ou de continents. Les facteurs écologiques apparaissent donc d'autant plus hiérarchisés que la taille de l'organisme sera plus petite. Si les Arthropodes interstitiels édaphiques ne sont pas les plus petits animaux vivant dans le sol, ils sont cependant pour la plupart les plus petits de ceux qui ont un mode de vie nettement aérien. Il n'est donc pas étonnant de rencontrer dans ces groupes les exemples les plus spectaculaires de hiérarchisation des niveaux écologiques.

L'étude de la répartition des espèces et des biocénoses en fonction du milieu peut se faire sous divers aspects soit que l'on analyse l'influence d'un facteur précis, facteur direct, au niveau du micro-habitat (température ou humidité, pH, rapport C/N) soit que l'on analyse l'influence d'un groupe de facteurs non dissociés agissant parallèlement, mais dont la composante est facilement concrétisable (altitude, exposition, couverture végétale ...). C'est dans ce deuxième cas qu'il conviendra de ne pas perdre de vue l'emboitement des biotopes, surtout au niveau de l'échantillonnage.

Un exemple précis nous aidera à saisir la complexité de l'interaction des facteurs, non seulement dans un même niveau, mais aussi d'un niveau à l'autre. L'étude statistique de la répartition de deux espèces de *Xenylla* (*Xenylla tullbergi* et *Xenylla xavieri*) dans la bordure sud-ouest du Massif Central (Montagne Noire et Sidobre) nous conduit aux conclusions suivantes (CASSAGNAU 1965, BONNET, CASSAGNAU, IZARRA 1970, 1972).

1. — Elles sont toutes deux caractéristiques des milieux muscinaux dans la zone considérée, par opposition aux strates édaphiques proprement dites.

2. — Dans la Montagne Noire, l'anectoxérie de *Xenylla xavieri*

lui permet de peupler le versant méditérranéen où elle devient caractéristique des mousses sur rochers (coeff. de fréquence en milieu méditérranéen = 25, en milieu atlantique = 5), alors que *Xenylla tullbergi* est limitée au versant nord (coeff. de fréquence en milieu méditerranéen = 0, en milieu atlantique = 20) où elle vit dans les mousses sur rochers et les mousses sur arbres.

3. — Dans le Sidobre, plateau granitique sans versants bien tranchés, elles sont distribuées de façon uniforme, à peu près sur toute la surface du plateau, mais ici l'anectoxérie différentielle des deux espèces fait que *X. tullbergi* est caractéristique des mousses sur rochers en sous-bois *X. xavieri* étant caractéristique des mousses sur rochers en prairie.

4. — Malgré cette spécialisation écologique, il arrive que les 2 espèces puissent cohabiter sur un même rocher soit en prairie, soit en sous-bois. L'étude précise du peuplement d'un rocher en sous-bois au Lac du Merle (Sidobre) nous montre que même dans ce cas, les deux espèces n'ont pas la même distribution : *X. xavieri* se maintient sur la face sud dont la pente presque verticale impose un drainage intense des mousses, *X. tullbergi* domine sur la face nord moins raide et où les mousses retiennent beaucoup mieux les eaux de précipitation.

En d'autres termes, suivant le niveau écologique considéré, l'anectoxérie de *X. xavieri* en fait une espèce caractéristique du versant sud de la Montagne Noire, et d'une face de rocher en sous-bois sur le plateau, *sans qu'elle soit caractéristique de ce sous-bois*.

On pourrait donner de nombreux exemples de ce type, en particulier chez les Collemboles *Isotomidae* des mêmes milieux.

Conclusion :

Les quelques exemples développés plus haut n'ont d'autre but que de montrer la difficulté qu'il y a parfois à transposer les notions générales d'écologie, que l'on a tendance souvent pour des raisons didactiques à simplifier à l'extrême, dans des cas concrêts où les biotopes du fait de leur emboitement successif offrent aux organismes animaux des conditions extrêmement variées, même sur des surfaces restreintes. Si l'aspect spatial de

la niche écologique correspond souvent (pour de grands herbivores par exemple) à un habitat bien précis et facilement définissable (ici biomes à graminées, ou savanes ...) au fur et à mesure que l'on descend dans l'échelle de taille des organismes, l'éventail d'objets écologiques différents mis à leur disposition tend à s'ouvrir largement pendant qu'augmente le nombre de niveaux écologiques intermédiaires entre leur environnement propre et les macro-écosystèmes. Si nous voulons comprendre l'écologie des micro-Arthropodes édaphiques, nous sommes obligés de repenser l'environnement à une autre échelle que la nôtre et nous habituer à voir dans la moindre touffe de mousses un microcosme dont les lois ne se calquent pas obligatoirement sur celles qui régissent les écosystèmes supérieurs.

BIBLIOGRAPHIE

AGRELL, I. (1941). — Zur Ökologie der Collembolen. *Opusc. Entomo* Suppl. 3, 1-236.

BONNET, L., IZARRA, D. C. DE et CASSAGNAU, P. (1970). — Étude écologique des Collemboles muscicoles du Sidobre (Tarn). II. Modèle mathématique de la distribution des espèces sur un rocher. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*. **106**, 127-145.

BONNET, L., IZARRA, D. C. DE et CASSAGNAU, P. (1972). — Étude écologique des Collemboles muscicoles du Sidobre (Tarn). III. Répartition des espèces en fonction des biotopes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*. **108**, 263-279.

CASSAGNAU, P. (1961). — *Écologie du Sol dans les Pyrénées centrales*. Les Biocénoses de Collemboles. Paris, Hermann édit., 1-235.

CASSAGNAU, P. (1965). — Écologie édaphique de la Montagne Noire, basée sur les biocénoses de Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol.* **2**, 239-375.

CASSAGNAU, P. (1971). — Biologie de *Bilobella grassei* (Denis) dans la région Toulousaine (Collembole Neanuridae). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*. **107**, 279-294.

CASSAGNAU, P. (1972*a*). — Un Collembole adapté à la prédation : *Cephalotoma grandiceps* (Reuter). *Nouv. Rev. Entom.* **2**, 5-12.

CASSAGNAU, P. (1972*b*). — Adaptation écologique et morphogénèse : les écomorphoses. *IX*e *Congr. Naz. Entom. Ital. Siena* (sous-presse).

GISIN, H. (1947). — Sur les Insectes Aptérygotes du Parc National Suisse. *Ergebn. wiss. Unters. Schw. Nation.* **2**, 77-91.

GRINBERGS, A. (1960). — On mass occurrence and migration of Collembola. *Opusc. Entomol.* **25**, 52-58.

ODUM, E. P. (1971). — *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia, 1-574.

STREBEL, O. (1965). — Weitere Beiträge zur Apterygotenfauna des Siebengebirges. *Decheniana*, **118**, 93-106.